Rahm, U. (1960): L' *Anomalurus jacksoni* De Winton. Bull. Soc. Royale Zool., d' Anvers, **18**, pp. 3—13.
— (1966): Les mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, sér in-8, Zool., no. 149, pp. 39—121.
Rahm, U., et Christiaensen, A. (1963): Les mammifères de la région occidentale du lac Kivu. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, sér. in-8, Zool. no. 118, pp. 1—83.
— (1966): Les mammifères de l'île Jdjwi (lac Kivu, Congo). Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, sér. in-8, Zool., no. 149, pp. 1—35.
Schouteden, H. (1947): De Zoogdieren van Belgisch-Congo en van Ruanda-Urundi. Ann. Mus. Congo Belge, Tervuren, C, sér II, t II, fasc. 1—3.
Verheyen, R. (1951): Contribution à l'étude éthologique des mammifères du Parc National de l'Upemba. Inst. Parcs Nat. Congo Belge, pp. 1—161.
Verheyen, W. N. (1963): Contribution à la systématique du genre *Idiurus*. Rev. Zool. Bot. Afr., vol LXVIII, fasc. 1—2, pp. 157—197.

Anschrift des Verfassers: Dr. U. Rahm, J. R. S. A. C. Lwiro, Bukavu, Kongo

Eine Methode zur Ermittlung der Vererbungsweise auffälliger Mutationen bei Wildtieren

Von Jochen Niethammer[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. R. Danneel

Eingang des Ms. 17. 1. 1968

Die Vererbungsweise einer Mutation, die bei Haustieren leicht durch Kreuzung ermittelt werden kann, ist bei Wildtieren durch Freilandbeobachtungen allein nicht ohne weiteres feststellbar. In der Literatur, vor allem in der Jagdpresse, findet man jedoch häufig die gegenteilige Ansicht vertreten, belegt durch falsch interpretierte Feststellungen in Wildpopulationen. So wird immer wieder aus der Seltenheit einer Mutante gefolgert, sie sei rezessiv. Rezessive Mutanten werden zwar bei gleichem Selektionsdruck erheblich langsamer ausgelesen als dominante. Dies schließt aber nicht aus, daß auch dominante Mutationen selten vorkommen. Auch die zeitlichen Schwankungen in der Häufigkeit einer Mutante liefern für die Vererbungsweise entgegen der Ansicht Meyer-Brenken's (1966) nach meiner Meinung keinen Fingerzeig.

Trotzdem kann man den Vererbungsmodus durch Freilandbeobachtungen dann klären, wenn Mütter und Kinder einander eindeutig zugeordnet werden können, die betreffende Mutante leicht zu erkennen ist und monohybrid vererbt wird. In diesem Fall erhält man kleinste Stammbaumbruchstücke, in denen vier Kombinationen zwischen normalen und abweichenden Müttern und Kindern auftreten können. An Hand einer statistischen Auswertung der auftretenden verschiedenen Mutter-Kind-Kombinationen kann man dann zwischen dominanter und rezessiver Vererbungsweise unterscheiden. Das soll zunächst allgemein und anschließend an zwei Beispielen demonstriert werden, bei denen die erwähnten Voraussetzungen erfüllt sind: der Kohlgams, einer Farbmutante der Gemse *(Rupicapra rupicapra)* und bei einer schwarzen Mutante des Rehs *(Capreolus capreolus)*.

[1] Den Herren Prof. Dr. R. Danneel und Prof. Dr. E. Lubnow danke ich für die kritische Durchsicht und Diskussion des Manuskripts.

Bei diesen beiden Huftieren wurde im Freiland die Häufigkeit der Mutanten in bestimmten Populationen festgestellt, ferner der Anteil abweichend gefärbter Kinder bei den Nachkommen abweichend gefärbter Mütter. Aus der Frequenz der Mutante kann man nun mit Hilfe des Gesetzes von HARDY-WEINBERG berechnen, wie hoch der Anteil abweichender Junger bei abweichenden Müttern sein müßte, wenn die Mutation dominant bzw. rezessiv vererbt würde. Aus dem Vergleich des beobachteten Wertes mit den beiden theoretischen Häufigkeiten ergibt sich dann, welche der beiden Möglichkeiten verwirklicht ist.

Prüfmethode

In den hier notwendigen Ableitungen werden die folgenden Symbole verwandt:

K = Gen für die Farbmutation
K^+ = Gen für die Normalfärbung
k = Anteil der K-Gene in der Population
k^+ = Anteil der K^+-Gene in der Population
p = Anteil abweichend gefärbter Phänotypen
q = Anteil normalfarbener Phänotypen
a = Anteil abweichend gefärbter Kinder an allen Nachkommen abweichend gefärbter Mütter
b = Anteil normalfarbener Kinder an allen Kindern abweichend gefärbter Mütter

Aus diesen Definitionen folgt:

$$k + k^+ = 1$$
$$p + q = 1$$
$$a + b = 1$$

Die Aufgabe besteht nun darin, zwischen den durch Beobachtung feststellbaren Werten p (oder q) und a (oder b) Beziehungen herzustellen für den Fall der Dominanz bzw. der Rezessivität von K. Das gelingt durch Anwendung des Gesetzes von HARDY-WEINBERG, wonach sich bei freier Bastardierung ohne gerichtete Selektion die Gene der Elterngeneration in gleicher Häufigkeit bei den Kindern wiederfinden.

Die Genotypen erscheinen bei den Kindern in folgender Häufigkeitsverteilung (unter Beschränkung auf ein Allelenpaar und bei Verwendung der hier gebrauchten Symbole):

Genotyp	Häufigkeit	
KK	k^2	$= (k + k^+)^2 = 1$
KK^+	$2kk^+$	
K^+K^+	k^{+2}	

Ableitung

	♀		♂	
Häufigkeit der Gameten der Ausgangsgeneration	$k\ K$	$k^+\ K^+$	$k\ K$	$k^+\ K^+$
Häufigkeit der Genotypen der Kinder	$k^2\ KK$	$kk^+\ KK^+$	$kk^+\ KK^+$	$k^{+2}\ K^+K^+$

Ist K *dominant*, so enthalten die abweichend gefärbten Mütter sowohl homozygote als auch heterozygote Individuen. Der Anteil Heterozygoter ist nach HARDY-WEINBERG:

$$\frac{2kk^+}{k^2 + 2kk^+} = \frac{1}{\frac{k}{2k^+} + 1}$$

Jedes heterozygote Tier besitzt nur zur Hälfte K^+-Gene. Deren Anteil bei den abweichend gefärbten Weibchen ist also

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{\frac{k}{2k^+} + 1} = \frac{1}{\frac{k}{k^+} + 2}$$

Normalfarbene Junge entstehen, wenn solch ein weibliches mit einem männlichen Normalgen zusammentrifft, das dort die Häufigkeit k^+ hat (s. Abkürzungsdefinitionen). Die Wahrscheinlichkeit b hierfür ist das Produkt der Häufigkeiten der K^+-Gene bei abweichend gefärbten Weibchen und bei allen Männchen:

$$b = \frac{k^+}{\frac{k}{k^+} + 2}$$

Der Anteil abweichend gefärbter Junger bei abweichend gefärbten Müttern a ist wegen $a = 1-b$:

$$a = 1 - \frac{k^+}{\frac{k}{k^+} + 2} \qquad (1)$$

Ist K *rezessiv,* so sind alle abweichend gefärbten Mütter homozygot KK. Es entstehen abweichend gefärbte Junge, wenn diese K-Gene auf K-Gene der Männchen treffen, die dort in der Häufigkeit k vorliegen. Die Wahrscheinlichkeit für abweichend gefärbte Junge bei abweichend gefärbten Müttern ist in diesem Fall also:

$$a = k \qquad (2)$$

Da aber nicht die Genhäufigkeit k und k^+, sondern nur die Häufigkeiten der Phänotypen p und q direkt feststellbar sind, müssen die k und k^+ in den beiden Gleichungen (1) und (2) durch p und q substituiert werden.

Ist K *dominant,* so ist q, der Anteil normalfarbiger Tiere in der Gesamtpopulation, gleich dem Anteil der homozygoten K^+K^+ — Tiere, also k^{+2}:

$$q = k^{+2};\ k^+ = \sqrt{q} = \sqrt{1-p}$$

In (1) eingesetzt ergibt sich nach Umformung:

$$a = 1 - \frac{1-p}{1 + \sqrt{1-p}} \qquad (3)$$

Ist K *rezessiv,* so ist der Anteil abweichend gefärbter Tiere p in der Population homozygot KK, also k^2.

$$p = k^2;\ k = \sqrt{p}$$

In (2) eingesetzt ergibt dies:

$$a = \sqrt{p} \qquad (4)$$

Die Funktionen (3) und (4) enthalten die gesuchte Beziehung zwischen den durch Beobachtung feststellbaren Größen a und p im dominanten und rezessiven Fall der

Mutation K. Wir können aus den beiden Gleichungen bei bekannter Häufigkeit einer Mutante in einer bestimmten Population (p) entnehmen, wie hoch a sein müßte, wenn die Mutation dominant bzw. rezessiv vererbt würde. Außerdem kann a empirisch festgestellt und mit den theoretischen Werten verglichen werden. Bei einer hinreichend großen Anzahl von Beobachtungen müßte sich die eine Möglichkeit ausschließen lassen, womit die Richtigkeit der anderen anzunehmen wäre.

Abb. 1 zeigt die Kurvenbilder der beiden Funktionen (3) und (4). Ihre Differenz ist bei kleinen p groß und nimmt mit wachsenden p ab. Eine Entscheidung zwischen den beiden Möglichkeiten muß also um so leichter fallen, je kleiner p, also je seltener die Mutante ist. Da es aber andrerseits schwieriger ist, abweichend gefärbte Mütter mit Jungen zu finden, wenn die Mutante seltener wird, ist der Wert von a bei kleinen p im allgemeinen ungenauer.

Bei p = 0,5 sind die zu erwartenden Werte für a in beiden Fällen gleich. Eine Entscheidung zwischen Dominanz und Rezessivität ist dann also nicht mehr möglich. Betrachtet man bei p > 0,5 die „Normalform" als die seltenere „Mutante", so wird p < 0,5 und die Aufgabe wieder lösbar.

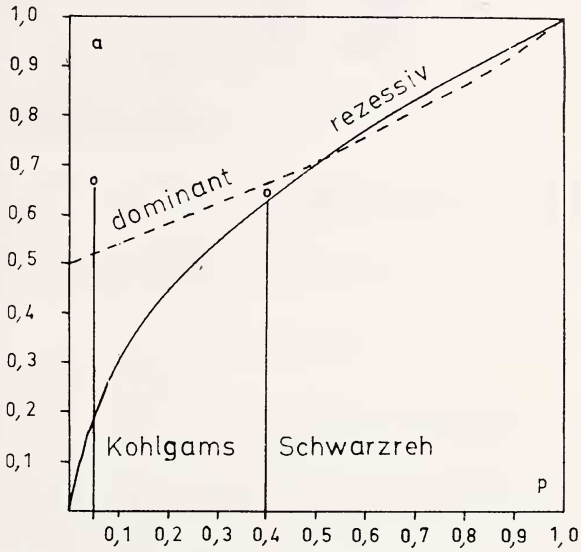

Abb. 1. Der Zusammenhang zwischen dem Anteil abweichend gefärbter Phänotypen in einer Population (p) und dem Anteil abweichend gefärbter Junger an allen Jungen abweichend gefärbter Mütter (a). Die gestrichelte Kurve gilt für den Fall, daß das abweichende Gen dominant vererbt wird (3), die ausgezogene Kurve für den rezessiven Erbgang (4). Besonders markiert sind die in den konkreten Beispielen beobachteten Wertepaare

Anwendung auf die konkreten Beispiele

1. Die Kohlgamsmutante

Die weißen Areale der normalen Gemsenfärbung sind beim Kohlgams stark eingeengt (s. Abb. 2). Bauch, Schwanzgegend und Kehle sind wie die pigmentierten Nachbargebiete im Sommer hellgrau, im Winter schiefergrau gefärbt. Nur die Stirn und die Innenfläche der Ohren bleiben weiß. Die im Winterfell beim Bock weißen Spitzen der Rückenhaare („Gamsbart") sind beim Kohlgams ebenfalls dunkel. Intermediäre Farbtypen wurden nie beobachtet.

Die Gemsen haben gewöhnlich ein Junges, das im ersten Lebenssommer ständig bei seiner Mutter bleibt und ihr daher leicht zugeordnet werden kann.

G. Niethammer (1967) zählte in den Niederen Tauern unter 238 Gemsen 13 Kohlmutanten, die einem Anteil von 5 % entsprechen. Außerdem notierte er 7 Kohlgemsen mit je einem Jungen, von denen 3 normal gefärbt und 4 dunkel waren. Zusammen

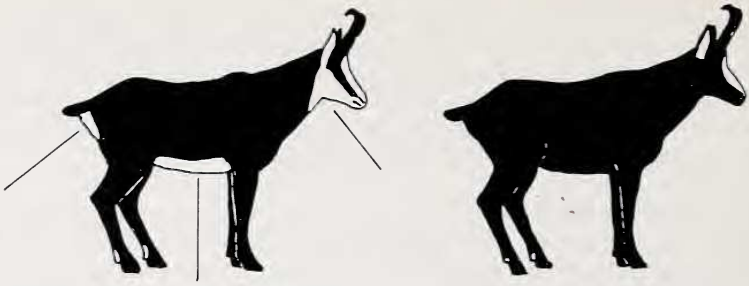

Abb. 2. Schema der Färbung von Kohlgams *(rechts)* und normalfarbiger Gemse *(links)* im Winterkleid. Die Pfeile weisen auf die Unterschiede. Die im Winter fast schwarzen Partien sind im Sommer mittelgrau

mit späteren Beobachtungen (mdl.) zählte er bei Kohlmüttern 10 Kohlkitze und 5 Normalkitze. In diesem Fall ist also:

$$p = 0{,}05;\ a = 10 : 15 = 0{,}67$$

Zu erwarten wäre für den dominanten Fall nach (3):

$$a = 1 - \frac{1 - 0{,}05}{1 + \sqrt{1 - 0{,}05}} = 0{,}52$$

für den rezessiven Fall nach (4): $a = \sqrt{p} = 0{,}22$

Der beobachtete Wert stimmt also besser mit dem für Dominanz zu erwartenden überein (0,52; 0,68), weicht dagegen stark von dem theoretischen Wert für Rezessivität ab (0,22). Zur Prüfung der Signifikanz dieser Abweichung eignet sich wie bei der Prüfung von Spaltzahlen in einem Kreuzungsversuch der t-Test:

$$s = \sqrt{\frac{a\,(100-a)}{n-1}} = 12{,}6;\ t = \frac{a_{\text{beobachtet}} - a_{\text{theoretisch}}}{s}$$

$$= \frac{67 - 22}{12{,}6} = 3{,}6$$

(a ist hier in % angegeben).

Der Vergleich mit einer t-Tabelle ergibt eine Signifikanz der Differenz auf dem 0,25 %-Niveau. Danach kann die unwahrscheinliche Hypothese, die Kohlgams sei rezessiv, verworfen werden. Die Mutation wird also dominant vererbt.

Bisher sind aber nur mögliche Beobachtungsfehler von a berücksichtigt. Zu prüfen ist außerdem, wie sich Fehler in p auswirken. Wie Abb. 1 zeigt, wächst die Differenz der a-Werte bei $p < 5\,\%$, womit das Ergebnis sicherer würde. Dagegen nimmt sie bei steigendem p ab. Eine Berechnung der Streuung von p ergibt, daß etwa 11 % die obere Grenze des Wahrscheinlichkeitsbereichs darstellen:

$$s = \sqrt{\frac{p\,(100-p)}{n-1}} \qquad p = 5\,\%;\ n = 238$$

$$= \sqrt{\frac{5 \times 95}{237}} = 1{,}9;\ \text{für } t = 3 \text{ ist } s \times t = 5{,}7;$$

als obere Wahrscheinlichkeitsgrenze für p: 5 + 5,7 = 11.

In diesem ungünstigsten Fall p = 0,11 ist a bei Rezessivität:

$$a = \sqrt{p} = \sqrt{0{,}11} = 0{,}32$$

hierzu ist die Differenz

$$a_{\text{gefunden}} - a_{\text{theoretisch}} = 0{,}67 - 0{,}32 = 0{,}35$$

$$t = \frac{35}{12{,}1} = 2{,}9.$$

Hierbei ist die Differenz noch knapp signifikant auf dem 0,5 %-Niveau.

Dies Ergebnis, daß die Kohlgamsmutation dominant vererbt wird, findet eine Stütze in langjährigen Beobachtungen des Jägers MAIRHOFER in den Niederen Tauern, nach dessen Schätzung etwa 3/4 Kohlkitze und 1/4 Normalkitze von Kohlmüttern geführt werden. Im rezessiven Fall müßte das Zahlenverhältnis annähernd umgekehrt sein.

2. Das schwarze Reh

Die Mutation führt zu einem Ersatz der rotbraunen Pigmente durch graue bis schwarze. Von dorsal nach ventral wird auch bei den „schwarzen" Rehen das Haar grau und kann an den Beinen sogar noch rot sein. Der beim normalen Reh weiße Schwanzfleck („Spiegel") ist bei der Mutante eingeengt und im Sommer rotbraun, im Winter grau. Im übrigen ändert sich die Haarfarbe im Jahreszyklus ebenso stark wie diejenige normalfarbener Rehe.

Die Rehe haben 1 bis 3 Junge, die im ersten Lebenssommer ständig der Mutter folgen und häufig mit ihr zusammen gesehen werden.

In den Jahren 1960 bis 1966 untersuchte der Oberforstmeister H. MEYER-BRENKEN im Forstamt Haste in Niedersachsen die dort besonders häufige schwarze Mutante des Rehs (MEYER-BRENKEN, 1966). Aus der Tabelle 1 geht hervor, welche Werte für a und p er in den Jahren 1961 bis 1964 fand und welche Werte für a theoretisch im dominanten und rezessiven Fall zu erwarten gewesen wären. Im Gegensatz zur Kohlgamsmutante, die von den Jägern nicht besonders gefördert wurde, suchte MEYER-BRENKEN durch planmäßigen Abschuß normalfarbiger Rehe den Anteil der schwarzen zu heben, was in einer Zunahme von p zum Ausdruck kommt. Als Anteil schwarzer Rehe für die Gesamtzeit habe ich das Verhältnis der von MEYER-BRENKEN ausgezählten Weibchen eingesetzt. Danach waren 146 von 366 Tieren schwarz.

Tabelle 1

Jahr	p	$a_{\text{beob.}}$	$a_{\text{theoretisch}}$ dominant	$a_{\text{theoretisch}}$ rezessiv	Zahl aller Kitze schwarzer Mütter
1961	0,26	0,60	0,60	0,51	43
1962	0,32	0,58	0,63	0,57	40
1963	0,37	0,56	0,65	0,61	65
1964	0,42	0,80	0,67	0,65	56
alle Jahre	0,40	0,64	0,66	0,63	204

In der Gesamtwertung aller Jahre liegt a (= 0,64) zwischen den im dominanten und im rezessiven Fall zu erwartenden Zahlen (0,66; 0,63). Diese unterscheiden sich wegen des hohen p so wenig, daß die Abweichung von der etwas unwahrscheinlicheren Alternative der Dominanz bei weitem nicht signifikant ist. Die Aufgabe ist hier nicht lösbar, weil wegen der begrenzten Populationsstärke wesentlich höhere Zahlen nicht beigebracht werden können. Günstiger wäre also eine Population mit einem niedrigeren Anteil der Mutante, wie sie bei dem Kohlgams in den Niederen Tauern vorliegt.

Eine weitere Beobachtung MEYER-BRENKENS unterstützt aber die Annahme, daß die Schwarzrehmutante rezessiv sein dürfte: Bei genauer Prüfung fand er nämlich auch bei manchen roten Rehen eine leichte Schwarzverfärbung und nahm wohl mit Recht an, daß es sich hierbei um heterozygote Tiere handelte.

Kohlgams und Schwarzreh sind insofern „melanistische" Mutanten, als die schwarze Färbung in beiden Fällen auf Kosten der normalen zugenommen hat. Bei der Kohlgams geschah dies durch Einengung der im Normalfall weißen Areale, beim Schwarzreh vor allem durch den Ersatz roten Pigments durch graues bis schwarzes. Die den jeweiligen Farbunterschied bedingenden Gene wirken sich also verschieden aus, was auch im unterschiedlichen Vererbungsmodus zum Ausdruck kommt.

Am verbreitetsten ist bei Säugetieren das rezessive Gen für Schwarzfärbung der Agoutiserie, das beispielsweise aus der Kaninchengenetik bestens bekannt ist (DANNEEL, 1941). Die von TOMICH und KAMI (1966) untersuchten Hausratten *(Rattus rattus)* von Hawaii zeigen aber, daß es auch ein dominantes Schwarz gibt. Dies dominante Schwarz war ununterscheidbar von dem in der gleichen Population vorhandenen, rezessiven Agouti-Schwarz und lediglich durch Kreuzungsversuche identifizierbar.

Zusammenfassung

Die Vererbungsweise auffälliger Mutationen kann in Wildpopulationen dann geklärt werden, wenn Kinder und Mütter einander zugeordnet werden können, wie das bei den meisten Huftieren der Fall ist. Man kann dann nämlich aus der Häufigkeit der aberranten Phänotypen in der betreffenden Population und aus dem Anteil der normalen und der abweichenden Jungen mutierter Mütter bei genügend breiter Grundlage entscheiden, ob die zugrunde liegende Mutation dominant oder rezessiv vererbt wird. Das Verfahren ist nur im monohybriden Mendelfall anwendbar. Es wird an zwei konkreten Beispielen erläutert: der Kohlgamsmutante (G. NIETHAMMER, 1967) und der Schwarzrehmutante (MEYER-BRENKEN, 1966). Die Kohlgamsmutante erwies sich als gesichert dominant. Beim Schwarzreh war eine Entscheidung nicht möglich.

Summary

The mode of inheritance of easily recognizable mutations in wild populations can be found out in such cases in which mothers and children are seen together as they are in many species of hoofed mammals. From the frequency of aberrant phenotypes in these populations and from the percentage of normal and aberrant children of aberrant mothers it may be calculated according to the formulas (3) and (4) and pict. 1, whether the mutation is dominant or recessive. The method is only applicable in monohybrid cases. It is explained by two examples of colour mutants: A melanistic mutant of the chamois, „Kohlgams" (G. NIETHAMMER, 1967) and a blackish mutant of the roe deer (MEYER-BRENKEN, 1966). The dark mutation of the chamois proved to be dominant while in the black mutation of the roe deer a decision was impossible.

Literatur

BRESCH, C. (1964): Klassische und molekulare Genetik. Berlin.

DANNEEL, R. (1941): Phänogenetik der Kaninchenfärbung. Ergebn. Biol. **18**, p. 55—87.

FRANK, F., und ZIMMERMANN, K. (1957): Färbungsmutationen der Feldmaus. Z. Säugetierkunde **22**, 87—99.

HENRYSSON, ST., HASELOFF, O. W., und HOFFMANN, H. J. (1960): Kleines Lehrbuch der Statistik. Berlin.

MEYER-BRENKEN, H. (1966): Beiträge zur Kenntnis des schwarzen Rehwildes. Diss. Hann. Münden.

NIETHAMMER, G. (1967): Die Kohlgams der Alpen. Z. Jagdwiss. **13**, H. 1, p. 1—23.

TOMICH, QU. P., and KAMI H. T. (1966): Coat Color Inheritance of the Roof Rat in Hawaii. J. Mamm. **47**, Nr. 3, p. 423-431.

Anschrift des Verfassers: Dr. JOCHEN NIETHAMMER, 53 Bonn, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß